植物分类学报 42（4）：352－364（2004）
Acta Phytotaxonomica Sinica

商陆属植物的花器官发生

[1,2]郑宏春 [1]路安民* [2]胡正海

[1]（中国科学院植物研究所系统与进化植物学重点实验室 北京 100093）

[2]（西北大学生命科学学院 西安 710069）

Floral organogenesis in *Phytolacca*（Phytolaccaceae）

[1,2]ZHENG Hong-Chun [1]LU An-Ming* [2]HU Zheng-Hai

[1]（*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany*，*Institute of Botany*，*the Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100093，China）

[2]（*College of Life Sciences*，*Northwest University*，Xi'an 710069，China）

Abstract To provide data of floral development for the genus *Phytolacca* and to have a further insight into the systematic relationships of the family Phytolaccaceae，floral organogenesis of three species in this genus，viz.，*P. acinosa*，*P. polyandra* and *P. americana*，was examined under scanning electron microscope（SEM）. The first tepal primordium is initiated in non-median abaxial position and the second one in median adaxial position. Five tepal primordia arise in a 2/5 sequence on the periphery of the floral apex. Their initiations have anticlockwise or clockwise directions in different floral buds of the same species. The stamen and carpel primordia all arise on a ring meristem. In the species with monocyclic stamens 8－10 stamen primordia arise nearly simultaneously after the initiation of tepal primordia. In the species with dicyclic stamens 8 stamen primordia in the inner whorl first arise simultaneously and then 6－8 in the outer whorl irregularly initiate. Eight to ten carpel primordia arise simultaneously in alternate position with the stamen primordia. In the following developmental process the carpels in *P. acinosa* develop nearly into apocarpous gynoecium and in *P. polyandra* and *P. americana* into syncarpous gynoecium. Patterns of floral organogenesis and the flower development morphology in *Phytolacca* were analysed. Evidence from floral organogenesis supports the primitive position of Phytolaccaceae in the Caryophyllales.

Key words *Phytolacca*，Phytolaccaceae，floral organogenesis.

摘要 为进一步研究商陆科的系统位置提供花器官发生和发育的证据，在扫描电子显微镜下观察了商陆 *Phytolacca acinosa*、多雄蕊商陆 *P. polyandra* 和垂序商陆 *P. americana* 的花器官发生。结果表明：商陆属植物花被的发生均为 2/5 型螺旋发生。在同一个种不同的花蕾中，花被的发生有两种顺序：逆时针方向和顺时针方向。远轴侧非正中位的 1 枚先发生。雄蕊发生于环状分生组织。在单轮雄蕊的种中 8－10 枚雄蕊为近同时发生；两轮雄蕊的种 8 枚内轮雄蕊先发生，6－8 枚外轮雄蕊随后发生，内轮雄蕊为同时发生，外轮雄蕊发生次序不规则。心皮原基也发生于环状分生组织，8－10 枚心皮原基为同时发生。在后来的发育过程中，商陆的心皮发育成近离生心皮雌蕊；其他 2 种心皮侧壁联合发育成合生心皮雌蕊。对商陆属植物花器官发生的类型及发育形态学做了分析，结果支持商陆科在石竹目系统发育中处于原始地位的观点。

关键词 商陆属；商陆科；花器官发生

商陆属 *Phytolacca* L.所隶属的商陆科 Phytolaccaceae 在石竹纲中是一个最有争议、范

2004-02-18 收稿，2004-04-12 收修改稿。

基金项目：国家自然科学基金资助项目（30130030）（Supported by the National Natural Science Foundation of China（Grant No. 30130030））。

* 通讯作者（Author for correspondence. E-mail：anmin@ibcas.ac.cn）。

围和系统位置变动最多和最大的科（吴征镒等，2003）。现代系统学家一般认为商陆科在石竹（亚）纲中是一个最原始或最古老的科（Takhtajan，1980；Dahlgren，1980；Cronquist，1981，1994；Wu et al.，2002），Takhtajan（1997）甚至提出商陆科是石竹亚纲同毛茛亚纲相联系的链环，但最近的分子系统学的研究结果却不支持商陆科是石竹目的基部类群（Manhart & Rettig，1994；Rettig et al.，1992；Downie & Palmer，1994；Angiosperm Phylogeny Group，1998）。商陆科的系统位置仍然是一个需要进一步研究的问题。

商陆属是商陆科中种类最多而且处于原始地位的属，有约25种（或更少），主要分布在美洲中南部、非洲以及东亚（Rohwer，1993）。中国有5种商陆属植物，另有一栽培并逸为野生的种（郑宏春等，2002）。有关该属的研究工作较多，如花粉形态（Nowicke，1969，1975；Bortenschlager，1973）、胚胎发育（Kajale，1954；Lewis，1905；Mauritzon，1934）、子房的结构和花的发育解剖（Schaeppi，1936；Eckardt，1954，1976；Rohweder，1965；郑宏春等，2003）、染色体（Turner，1994）、维管组织解剖（Mikesell，1979；Wheat，1977；张泓，胡正海，1987）等方面都已有报道。该属的花器官发生Hofmann（1994）仅有不完整的描述；Ronse Decraene et al.（1997）有了较深入的研究，尤其对雄蕊群的发生式样做了详细讨论。我们根据自己的观察，对雄蕊群和雌蕊群发生和发育的性质以及系统学价值有了新的认识，为此本文做进一步报道，以阐述作者的观点。

花器官发生与发育过程的特征对于研究被子植物的花及其各个器官的起源与进化有着重要的意义（孙坤等，1998），系统学家也非常重视花发育信息在系统学中的价值。本文研究了3种商陆属植物的花器官发生和发育，旨在为阐明商陆科的系统位置以及该科乃至石竹（亚）纲的系统演化提供资料。

1 材料和方法

根据Walter（1909）的分类系统，选择商陆属3种植物——商陆 *Phytolacca acinosa* Roxb.、多雄蕊商陆 *P. polyandra* Batalin 和垂序商陆 *P. americana* L. 作为该属不同演化水平的代表，研究花形态发生的全过程。

1.1 材料

材料来源见表1。于2002年5－6月采集不同发育阶段的花序以及花蕾，在FAA固定液（福尔马林∶冰醋酸∶50%酒精＝5∶5∶90）中固定24 h后，保存在加有甘油的70%的乙醇中。凭证标本保存在中国科学院植物研究所标本馆（PE）。

表1 材料来源
Table 1 Origin of materials

种 Species	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
商陆 *Phytolacca acinosa* Roxb.	陕西长安（Chang'an，Shaanxi）	郑宏春（H. C. Zheng）029（PE）
多雄蕊商陆 *P. polyandra* Batalin	四川理县（Li Xian，Sichuan）	郑宏春（H. C. Zheng）028（PE）
垂序商陆 *P. americana* L.	福建福州（Fuzhou，Fujian）	郑宏春（H. C. Zheng）015（PE）

1.2　方法

材料经85%－95%酒精脱水，在体视显微镜下去掉苞片等，暴露出所要观察的部分。再经100%酒精、酒精∶醋酸异戊酯（3∶1；2∶2；1∶3［V/V］）梯度溶液、纯醋酸异戊酯溶液处理，每级溶液中各停留20 min。然后除去多余的醋酸异戊酯，用HCP-2临界点干燥仪进行CO_2临界点干燥。干燥后的材料用双面导电胶粘贴至铝合金台上，在SPI-MODULE离子溅射仪上镀金膜，用Hitachi S-800扫描电子显微镜观察、照相。

2　观察结果

2.1　商陆的花器官发生

2.1.1　花序与花的形态　总状花序。花被片5枚，粉红色，双盖覆瓦状排列。雄蕊（5－）8－10枚，1轮。心皮通常8枚，有时少至5或多至10枚，近分离或在近轴侧基部合生。

2.1.2　花被的发生与发育　在花序轴上，苞片腋内发生花原基（图1），初时花原基呈球形突起，不久在其两侧的近轴位各发生1枚小苞片原基（图2），小苞片经一段时间的生长后，在远轴侧的非正中位发生第1枚花被片原基（图3），接着在近轴侧正中位发生第2枚花被片原基（图3），随后在远轴侧另一非正中位发生第3枚花被片原基（图4，5），在第1枚花被片和第2枚花被片原基之间发生第4枚花被片原基（图6），最后在第2枚花被片和第3枚花被片之间发生第5枚花被片原基（图6）。图3、5、6显示花被片的发生顺序是顺时针方向，图4则显示花被片发生顺序为逆时针方向。

2.1.3　雄蕊的发生与发育　花被片全部发生以后，花原基中央分生组织呈不规则五边形或近圆形（图5，6），随后在顶端分生组织周围形成一个发生雄蕊原基的环状分生组织，雄蕊原基开始呈现大小不等的突起（图7），逐步形成8个呈圆形的雄蕊原基，大小也变得几无差别（图8－11）。雄蕊原基不断地发育，上部膨大成侧扁形；当心皮原基发生后花药开始分化，上部侧扁部分的两侧向轴发育，上部两侧向上发育，背部中央较少发育，逐渐形成药隔（图12－14）。雄蕊成熟时，药隔较小，两侧药室在下部和顶部分离。另外，从图10可以看到在雄蕊轮之外还有1枚雄蕊原基发育，这是一种变异现象。

2.1.4　雌蕊的发生与发育　随着雄蕊原基的发生，在雄蕊之内的花中央分生组织出现另一轮发生心皮原基的环状分生组织，心皮原基8枚发生于与雄蕊原基互生的位置（图8）。随着雄蕊不断地发育，雄蕊轮之内发生大小差别不大的心皮原基（图9－11）。心皮原基

→

图1－12　商陆花器官发生和发育的扫描电镜照片　**1**.去掉苞片的幼小花序侧面观。**2**.具有2枚小苞片的花原基。**3**.第1枚花被片和第2枚花被片发生。**4**.第3枚花被片发生。**5**.发育中的花被片。**6**.全部5枚花被片形成。**7**.雄蕊原基发生。**8**.发育中的雄蕊。**9**.心皮原基的发生和正在发育的雄蕊。**10，11**.发育中的雄蕊和心皮。**12**.发育中的雄蕊和心皮。A，花顶端分生组织；b，小苞片；C，心皮原基或心皮；O，子房；Ov，胚珠；R，环状分生组织；S，雄蕊原基或雄蕊；Se，隔；T_1，T_2，…… T_5，第1枚花被片，第2枚花被片 …… 第5枚花被片（按发生顺序）。

Figs. 1－12.　SEM photographs of floral organogenesis of *Phytolacca acinosa*.　**1.** The side view of young inflorescence, with bracts removed. **2.** Primordium of a flower with two bracteoles. **3.** Initiation of the first and the second tepals. **4.** Initiation of the third tepal. **5.** The developing tepals. **6.** Stage when all five tepals have been formed. **7.** Initiation of the stamen primordia. **8.** The developing stamens. **9.** Initiation of carpel primordia and developing stamens. **10, 11.** The developing stamens and carpels. **12.** The developing stamens and carpels. A, apex meristem; b, bracteole; C, carpel primordium or carpel; O, ovary; Ov, ovule; R, ring meristem; S, stamen primordium or stamen; Se, septum; T_1, T_2, …, T_5, the first tepal, the second tepal, …, the fifth tepal (according to the order of initiation) respectively.

Scale bar = 100 μm in Fig. 1 and 50 μm in Figs. 2－12.

从侧面观为分离的锥形突起（图10），顶面观则基部稍微合生（图11）。经进一步发育后，心皮原基分离部分逐渐转为向上生长，中央分生组织形成一个葵花形结构（图12－14）。随着心皮的生长，在心皮的内侧形成另一轮环状分生组织，由于环状分生组织隆起，心皮之间形成沟，在心皮之间的部分不形成沟，而形成明显的隔（图12）。随着心皮的进一步发育，环状分生组织在正对隔的位置与隔融合，成为隔的一部分。环状分生组织和心皮之间的沟，由于心皮的不断向外隆起而成为子房室，在正对子房室的地方形成胚珠原基，心皮也不断地向外隆起，子房室不断扩大（图14－16）。心皮不断生长，分离的部分逐渐向中央覆盖，每一个心皮呈勺状（图15）。心皮顶端分离部分逐渐向中央靠合（图16）。心皮的合生部分较少生长，隔生长很少。在后面的生长中，一方面心皮向外隆起，一方面心皮离生的部分较快地向上生长，构成心皮的主要部分。心皮的顶端部分向上生长形成花柱和柱头。

2.2　多雄蕊商陆的花器官发生

2.2.1　花序与花的形态　总状花序。花被片5枚，红色，双盖覆瓦状排列。雄蕊12－16枚。雌蕊心皮通常8枚，有时6或9枚，合生。

2.2.2　花被片的发生和发育　在花序轴上，苞片的腋内发生花原基，开始在花原基基部两侧发生2个大小不等的小苞片（图17）。第1枚花被片原基在远轴侧的非正中位发生（图17），从花被片原基的大小可以看出第2枚花被片原基在花原基近轴侧正中位形成（图18－20），接着在近轴侧另一非正中位出现第3枚花被片原基，随后在第1枚和第2枚花被片原基之间形成第4枚花被片原基，最后在第2枚和第3枚花被片原基之间形成第5枚花被片原基（图18－20）。图18和19表明花被片的发生顺序是顺时针方向，图20表明花被片发生是逆时针方向。

2.2.3　雄蕊的发生和发育　当花被片全部形成后，中央花原基周围形成一轮发生雄蕊的环状分生组织，开始时雄蕊原基大小不等，内轮雄蕊原基先分化，外轮随后分化（图21）。雄蕊原基在形成初期表现为无规则的分化，雄蕊原基发生后，远轴侧的雄蕊比近轴侧的发育快（图22－28）。内轮雄蕊的数目少者有6枚（图25），多者有8枚（图23）。雄蕊原基形成后上部逐渐变得侧扁，顶部两侧向上生长（图23，24），内侧向轴生长（图24－26），分化出花药，中间部分分化为药隔。当雄蕊成熟后所有的雄蕊大小近相等（图29），药隔短小，两侧药室在下部和顶部分离。

←

图13－16　商陆花器官发生和发育的扫描电镜照片，示发育中的心皮　**图17－24**　多雄蕊商陆花器官发生和发育的扫描电镜照片。　**17.** 具有2枚小苞片和第1枚花被片原基的花原基。**18.** 3枚花被片和2枚苞片。**19.** 第4枚和第5枚花被片发生。**20.** 全部5枚花被片形成。**21.** 雄蕊原基发生。**22.** 正在发育的雄蕊。**23.** 心皮原基的发生和正在发育的雄蕊。**24.** 发育中的雄蕊和心皮。A，花顶端分生组织；b，小苞片；C，心皮原基或心皮；S，雄蕊原基或雄蕊；T_1，T_2…… T_5，第1枚花被片，第2枚花被片……第5枚花被片（按发生顺序）。

Figs. 13－16.　SEM photographs of floral organogenesis of *Phytolacca acinosa*, showing the developing carpels.　**Figs. 17－24.** SEM photographs of floral organogenesis of *Phytolacca polyandra*.　**17.** Primordium of a flower with two bracteoles and the first tepal. **18.** Three tepals and two bracteoles. **19.** Initiation of the fourth and fifth tepals. **20.** Stage when all the five tepals have been formed. **21.** Initiation of the stamen primordia. **22.** The developing stamens. **23.** Initiation of carpel primordium and developing stamens. **24.** The developing stamens and carpels. A, apex meristem; b, bracteole; C, carpel primordium or carpel; S, stamen primordium or stamen; T_1, T_2, …, T_5, the first tepal, the second tepal, …, the fifth tepal (according to the order of initiation) respectively. Scale bar = 50 μm in Figs. 13, 17－24 and 100 μm in Figs. 14－16.

2.2.4 雌蕊的发生和发育 在雄蕊原基全部发生之后，中央分生组织周围出现明显的突起，即分化为心皮原基（图22，23）。在不同的花芽中，心皮原基的数目是不同的，少者6个（图25），多者8个（图23，24），也有7个的（图30）。心皮原基发生后，顶端逐渐向上伸展，分离部分变得明显，下部联合（图24–26），顶端离生部分逐渐向上生长，并不断向中央靠合（图30），并发育为花柱和柱头（图31，32）。心皮的合生部分隆起形成子房。柱头位于花柱的内侧。

2.3 垂序商陆的花器官发生

2.3.1 花序与花的形态 总状花序，偶尔基部分枝而为圆锥花序。花被片5枚，草绿色到白色、淡红色，双盖覆瓦状排列。雄蕊10枚。心皮10枚，合生。

2.3.2 花被的发生和发育 在花序顶端的周围形成苞片原基，在苞片腋内发生花原基（图33）。花原基分化后在两侧先后出现2枚小苞片原基（图34）。当小苞片的顶端超过花原基之后，在远轴侧的非正中位分化出第1枚花被片原基（图35，36），随后便在近轴侧正中位分化出第2枚花被片原基，而后在近轴侧另一非正中位分化第3枚花被片原基，接着在第1枚和第2枚花被片之间分化第4枚花被片原基，最后在第2枚和第3枚花被片之间分化第5枚花被片原基（图36，37）。在不同的花芽中，花被片的发生顺序有的以顺时针方向（图38），有的以逆时针方向（图37）。

2.3.3 雄蕊的发生和发育 当花被片全部形成后，花中央分生组织呈不规则五边形（图37），经一定的生长（图38）后，在顶端分生组织周围形成1轮环状分生组织，在环状分生组织上再发生雄蕊原基。雄蕊原基的形成没有一定的规律，先发生的较大，最终分化出10个圆形的雄蕊原基（图39）。此时雄蕊原基的大小差别不大（图40，41）。在不断的发育中，雄蕊先呈侧扁形（图41，42），而后上部膨大，两侧向内隆起，顶端向上隆起（图43–45），分化为花药。背部中央逐渐形成药隔。

2.3.4 雌蕊的发生和发育 随着雄蕊的发生和发育，雄蕊和花中央分生组织之间出现间隙并在花中央分生组织上分化出发生心皮的环状分生组织（图40），并发生10个心皮原基。心皮原基形成后先向外伸展，呈放射状（图41，42）。经一定的发育，心皮顶端逐渐转变为向上生长，顶端分离，基部联合，分离的部分较少，心皮之间的隔较大（图43）。心皮内侧出现很小的凹陷，这个凹陷继续扩大，形成子房室。心皮顶端不断向上生长成指状，并向中央伸展，覆盖中央（图46–48）。心皮持续向外隆起，成为子房室。心皮的各部分平衡生长，在后来的发育中，子房向外隆起，心皮的顶端部分向上生长形成花柱和柱头。柱头面位于花柱近轴侧边缘。

→

图25–32 多雄蕊商陆花器官发生和发育的扫描电镜照片。 **25–29.** 发育中的雄蕊和心皮。**30，31.** 发育中的心皮。**32.** 子房和胚珠。 **图33–36** 垂序商陆花器官发生和发育的扫描电镜照片 **33.** 去掉苞片的幼小花序侧面观。**34.** 具有2枚小苞片的花原基。**35，36.** 第1枚花被片发生。b，小苞片；C，心皮原基或心皮；O，子房；Ov，胚珠；S，雄蕊原基或雄蕊；Se，隔；St，花柱；T_1，第1枚花被片。

Figs. 25–32. SEM photographs of floral organogenesis of *Phytolacca polyandra*. **25–29.** The developing stamens and carpels. **30，31.** The developing carpels. **32.** Ovary and ovules. **Figs. 33–36.** SEM photographs of floral organogenesis of *Phytolacca americana*. **33.** The side view of young inflorescence，with bracts removed. **34.** Primordium of a flower with two bracteoles. **35，36.** Initiation of the first tepal. b，bracteole；C，carpel primordium or carpel；O，ovary；Ov，ovule；S，stamen primordium or stamen；Se，septum；St，style；T_1，the first tepal.

Scale bar = 50 μm in Figs. 25，30，33–36 and 100 μm in Figs. 26–29，31，32.

3　讨　论

3.1　商陆属植物花器官发生的类型

通过对商陆属中不同演化水平的3种植物花器官发生的观察，可以看出，它们在花被片的发生上表现得相当一致，均为2/5型螺旋发生，第1枚花被片原基发生于远轴侧的非正中位，第2枚花被片原基发生于近轴侧正中位，第3－5枚的发生顺序在同一种的不同花蕾中均出现两种方式，即顺时针方向发生或逆时针方向发生。在雄蕊的发生上，虽然3种植物的雄蕊数目不同，分别为8（－9）枚、10枚或12－16枚，但它们的发生方式十分相似。当5枚花被片原基发生后，花中央分生组织形成1个发生雄蕊原基的环状分生组织，雄蕊原基呈轮状发生。在雌蕊的发生上，当全部雄蕊原基发生之后，中央分生组织产生发生心皮的环状分生组织，心皮原基亦呈轮状发生，发生8－10枚心皮。各个心皮原基在发生的开始是独立的，也就是分离的，在发育的过程中，心皮边缘联合。因联合程度的不同，有的种心皮近于离生，只在基部合生，如商陆，有的种发育成合生心皮，如多雄蕊商陆和垂序商陆，但发育方式是一致的。这样的合生心皮属于真合生心皮（eusyncarpous），即本质上是由不同数目的单心皮侧面合生而发生的（Takhtajan，1991）。

3.2　商陆属植物花器官发生过程中的形态学问题

商陆属植物花被片的发生是螺旋状的，而雄蕊群和雌蕊群的发生是轮状的。雄蕊的数目在不同种之间，甚至在同一花序不同花蕾中均有一些变异。这种变异是由于发生在雄蕊群和雌蕊群原基的分生组织的性质不同而决定的，商陆属植物的雄蕊和雌蕊的发生来源于花中央分生组织所分化的环状分生组织。

环状分生组织（一种连续、环形的、活动中心不明显的分生组织）至少存在于29个科中，包括23个真双子叶植物科和6个单子叶植物科（Tucker，2003）。关于环状分生组织的功能还没有详细的研究。在*Swartzia*属中它的功能是增加雄蕊的数目（Tucker，2003）。而在商陆属中，环状分生组织的发达程度决定了雄蕊的轮数，在每轮上的雄蕊数则有可能是由遗传决定的。除雄蕊群之外，雌蕊群也发生于环状分生组织上，心皮原基发生在与雄蕊原基互生的位置。

在商陆属的分类中，雄蕊数目和心皮数目常常作为分种的鉴别性特征之一。正如前述，它们是不稳定的。据《中国植物志》（鲁德全，1996）记载，商陆雄蕊8－10枚，心皮通常8枚，有时少至5或多至10枚；多雄蕊商陆雄蕊（8－）12－16枚，心皮8枚，有时6或9枚；

←

图37－48　垂序商陆花器官发生和发育的扫描电镜照片　37．全部5枚花被片形成。38．雄蕊原基发生。39．正在发育的雄蕊。40．心皮原基发生和正在发育的雄蕊。41－47．发育中的雄蕊和心皮。48．成熟的雌蕊。A，花顶端分生组织；b，小苞片；C，心皮原基或心皮；O，子房；S，雄蕊原基或雄蕊；Se，隔；St，花柱；T_1，T_2…… T_5，第1枚花被片，第2枚花被片……第5枚花被片（按发生顺序）。

Figs．37－48． SEM photographs of floral organogenesis of *Phytolacca americana*．**37．** Stage when all the five tepals have been formed．**38．** Initiation of stamen primordia．**39．** The developing stamens．**40．** Carpel primordia and the developing stamens．**41－47．** The developing stamens and carpels．**48．** Mature pistils．A，apex meristem；b，bracteole；C，carpel primordium or carpel；O，ovary；S，stamen primordium or stamen；Se，septum；St，style；T_1，T_2，…，T_5，the first tepal，the second tepal，…，the fifth tepal（according to the order of initiation）respectively．

Scale bar＝50 μm．

日本商陆 *P. japonica* Makino 雄蕊约10枚，而作为该种异名的浙江商陆 *P. zhejiangensis* W. T. Fan 据记载雄蕊为12－16(－17)枚，心皮6－10枚。

雄蕊和心皮数目在同一种发生变异，是由产生雄、雌蕊原基的环状分生组织的发育程度决定的，而环状分生组织的发育程度，除了遗传上的原因之外，可能还受植物的生理及环境条件等因素的影响。

因此，雄蕊数目和雌蕊心皮数目是否是商陆属植物的可靠的分类性状尚需深入研究。

3.3 商陆属植物花器官发生性状的系统学意义评价

在商陆属植物花器官发生中，花被片以2/5型的螺旋状发生，没有花萼或花瓣的分化，即花为单被花，花被片通常花瓣化，颜色为白色、黄绿色甚至淡红色则因种而异，这种情况往往见于被子植物中一些比较古老的类群。商陆属植物雄蕊的发生，不像在一些原始的科(如木兰科 Magnoliaceae、帽花木科 Eupomatiaceae、番荔枝科 Annonaceae、睡莲科 Nymphaeaceae、毛茛科 Ranunculaceae 等)中那样是螺旋状的，雄蕊数目或多或少是不定数的，这类雄蕊群是原始的多雄蕊(Takhtajan，1991)。商陆属植物具有轮列发生、但又不像通常情况下的轮列雄蕊群。绝大多数的轮列雄蕊群有两种基本类型——外轮对萼(diplostemonous)和外轮对瓣(obdiplostemonous)，在轮列雄蕊中，前者是最普遍和最原始的，它们是由多数雄蕊组成的螺旋状雄蕊群的减化和轮化(cyclisation)而来的；后者是比较进化的，它同花的发育有关(Takhtajan，1991)。轮列多雄蕊类中，雄蕊数目的增加是由新轮原基向顶发生，同花托的扩展相一致，如蔷薇属 *Rosa* L.(Kania，1973；转引自 Takhtajan，1991)。通常情况下，次生多雄蕊依赖于雄蕊原基或雄蕊发育早期的割裂而增加雄蕊的数目。而在商陆属植物花器官发生中，花被片的发生次序和雄蕊群的发育次序之间有一个转变，这是由于雄蕊的添加引起的(Corner，1946；Ronse Decraene & Smets，1987)。商陆属植物多数雄蕊是由发生于环状分生组织上的雄蕊原基直接产生的，它不同于上述次生多雄蕊发生的情况，而且在其多雄蕊的类型中，每轮雄蕊的数目在6－8枚，更不存在对萼雄蕊或对瓣雄蕊的情况。由此我们推测商陆属可能是在被子植物雄蕊群演化中由螺旋状发生到轮列状发生的一种过渡类型。

商陆科所属的石竹目 Caryophyllales(或称为中央种子目 Centrospermae)(Eichler，1878)花的最重要的特征是在个体发育中子房中隔膜减退(或偶尔完全缺乏)而发育成特立中央胎座，或因胚珠数目减少成基底胎座(Eckardt，1976；Bittrich，1993)。商陆科植物由于具有多心皮常常被认为是石竹目中最原始的群。但是，Rohweder(1965)认为商陆属植物的雌蕊基本上是合生心皮，它的上部只是次生的离生心皮。根据我们的观察，商陆属植物的心皮发生于环状分生组织，它们的原基开始发生时都是离生的，只是在发育过程中，有的种的心皮一直处于基部合生而上部离生的状态，成为近离生心皮雌蕊；有的种的心皮侧壁部分联合而成为合生心皮雌蕊。花的个体发育往往可以反映其系统发育的早期阶段，因此，商陆属植物的近离生心皮很可能是一种比较原始的状态。Cronquist(1981)认为商陆科在石竹目是一个最古老的类群，处于该目系统发育的基部。吴征镒等(2002)的分类系统将商陆科放在石竹纲和石竹亚纲的第1科，也是综合分析了包括存在离生心皮在内的各方面性状所做出的判断。我们的研究支持这一结论。

致谢 肖荫厚高级工程师在扫描电镜实验中给予了指导和帮助，杨学健帮助冲印照片，谨此致谢。

参考文献

Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 85: 531 – 553.

Bortenschlager S. 1973. Morphologie pollinique des Phytolaccaceae. Pollen et Spores 15: 227 – 253.

Bittrich V. 1993. Introduction to Centrospermae. In: Kubitzki K ed. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin: Springer-Verlag. 2: 13 – 19.

Corner E J. 1946. Centrifugal stamens. Journal of the Arnold Arboretum 27: 423 – 437.

Cronquist A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press.

Cronquist A. 1994. Nomenclatural and taxonomic history. In: Behnke H D, Mabry T J eds. Caryophyllales: Evolution and Systematics. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 5 – 25.

Dahlgren R. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. Botanical Journal of the Linnean Society 80: 91 – 124.

Downie S R, Palmer J D. 1994. A chloroplast DNA phylogeny of the Caryophyllales based on structural and inverted repeat restriction site variation. Systematic Botany 19: 236 – 252.

Eckardt T. 1954. Morphologische und systematische Auswertung der Placentation von Phytolaccaceen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 67: 113 – 128.

Eckardt T. 1976. Classical morphological features of centrospermous families. Plant Systematics and Evolution 126: 99 – 105.

Eichler A W. 1878. Blüthendiagramme II. Leipzig: Wilhelm Engelmann.

Hofmann U. 1994. Morphology and ontogeny. In: Behnke H D, Mabry T J eds. Caryophyllales: Evolution and Systematics. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 123 – 166.

Kajale L B. 1954. A contribution to the embryology of the Phytolaccaceae. The Journal of the Indian Botanical Society 33: 206 – 225.

Kania W. 1973. Entwicklungsgeschichte Untersuchungen an Rosaceenblüten. Botanische Jahrbücher 92: 93 – 247.

Lewis I F. 1905. Notes on the development of *Phytolacca decandra* L. Johns Hopkins University Circle 178: 34 – 43.

Lu D-Q (**鲁德全**). 1996. Phytolaccaceae (**商陆科**). In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (**中国植物志**). Beijing: Science Press. 26: 15 – 19.

Manhart J R, Rettig J H. 1994. Gene sequence data. In: Behnke H D, Mabry T J eds. Caryophyllales: Evolution and Systematics. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 236 – 245.

Mauritzon J. 1934. Ein Beitrag zur Embryologie der Phytolaccaceen und Cactaceen. Botaniska Notiser 111 – 135.

Mikesell J E. 1979. Anomalous secondary thickening in *Phytolacca americana* L. (Phytolaccaceae). American Journal of Botany 66: 997 – 1005.

Nowicke J W. 1969. Palynotaxonomic study of the Phytolaccaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 55: 294 – 363.

Nowicke J W. 1975. Pollen morphology in the order Centrospermae. Grana 15: 51 – 77.

Rettig J H, Wilson H D, Manhart J R. 1992. Phylogeny of the Caryophyllales—gene sequence data. Taxon 41: 201 – 209.

Rohweder O. 1965. Centrispermen-Studien 2. Entwicklung und morphologische Deutung des Gynöciums bei *Phytolacca*. Botanische Jahrbücher 84: 509 – 526.

Rohwer J G. 1993. Phytolaccaceae. In: Kubitzki K, Rohwer J G, Bittrich V eds. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. II. Berlin: Springer-Verlag. 506 – 515.

Ronse Decraene L P, Smets E. 1987. The distribution and systematic relevance of the androecial characters oligomery and polymery in the Magnoliophytina. Nordic Journal of Botany 7: 239 – 253.

Ronse Decraene L P, Vanvinckenroye P, Smets E F. 1997. A study of floral morphological diversity in *Phytolacca* (Phytolaccaceae) based on early floral ontogeny. International Journal of Plant Sciences 158 (1): 57 – 72.

Schaeppi H. 1936. Zur Morphologie des Gynoeceums der Phytolaccaceen. Flora 131: 41 – 59.

Sun K (**孙坤**), Chen J-K (**陈家宽**), Chen Z-D (**陈之端**). 1998. Progress in studies on floral development of angiosperms and some consideration on future studies. Acta Phytotaxonomica Sinica (**植物分类学报**) 36: 558 – 568.

Takhtajan A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). The Botanical Review 46: 225 – 359.

Takhtajan A. 1991. Evolutionary Trends in Flowering Plants. New York: Columbia University Press. 76.

Takhtajan A. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press.

Tucker S C. 2003. Floral ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): distribution and role of the ring meristem. American Journal of Botany 90: 1271 – 1292.

Turner B L. 1994. Chromosome numbers and their phyletic interpretation. In: Behnke H D, Mabry T J eds. Caryophyllales: Evolution and Systematics. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 27 – 43.

Walter H. 1909. Phytolaccaceae. In: Engler A ed. Das Pflanzenreich IV. 83. Leipzig: Wilhelm Engelmann. 36 – 63.

Wheat D. 1977. Successive cambia in the stem of *Phytolacca dioica*. American Journal of Botany 64: 1209 – 1217.

Wu Z-Y (**吴征镒**), Lu A-M (**路安民**), Tang Y-C (**汤彦承**), Chen Z-D (**陈之端**), Li D-Z (**李德铢**). 2002. Synopsis of a new“ polyphyletic-polychronic-polytopic ”system of the angiosperms. Acta Phytotaxonomica Sinica (**植物分类学报**) 40: 289 – 322.

Wu Z-Y (**吴征镒**), Lu A-M (**路安民**), Tang Y-C (**汤彦承**), Chen Z-D (**陈之端**), Li D-Z (**李德铢**). 2003. The Families and Genera of Angiosperms in China — A Comprehensive Analysis (**中国被子植物科属综论**). Beijing: Science Press.

Zhang H (**张泓**), Hu Z-H (**胡正海**). 1987. Developmental studies on the anomalous secondary thickening in the root of medicinal species of *Phytolacca acinosa* Roxb. Bulletin of Botanical Research (**植物研究**) 7: 121 – 127.

Zheng H-C (**郑宏春**), Hu Z-H (**胡正海**), Lu A-M (**路安民**). 2003. An investigation on the ovary structure of Phytolaccaceae. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica (**西北植物学报**) 23: 1195 – 1201.

Zheng H-C (**郑宏春**), Zhao M-S (**赵明水**), Hu Z-H (**胡正海**). 2002. The status of studies on the distribution and classification of *Phytolacca*. Journal of Yanan University (Natural Science Edition) (**延安大学学报**) 21 (3): 59 – 61.